

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Anna Koukolíková

Jakými vlivy je řízena intenzita a načasování ptačí migrace?

Which effects govern intensity and timing of bird migration?

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Radek Lučan, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 12.8.2015

Podpis

Poděkování

Tímto děkuji svému školiteli Radku Lučanovi za vedení během psaní této práce, za jeho cenné rady a připomínky. Dále děkuji svým rodičům, kteří mě vždy podporovali, a to nejen po dobu mého studia. V neposlední řadě děkuji i svým přátelům, kteří mě nejen rozptylovali, ale často mi i pomáhali.

Abstrakt

Ptačí migrace je jedním z nejnápadnějších projevů sezonality prostředí v oblastech s vyšší zeměpisnou šířkou a není tedy divu, že se jejím studiem zabývají zoologové už odedávna. Jedním ze zajímavých zjištění je skutečnost, že jarní i podzimní migrace neprobíhá po celou dobu se stejnou intenzitou, ale u většiny druhů lze pozorovat nápadná tahová maxima (vlny) patrné často ve velkých plošných měřících. Ty implikují existenci konkrétních spouštěčů, které populace tažných druhů ovlivňují. Tato bakalářská práce formou literární rešerše shrnuje dosavadní znalosti o klimatických a dalších (např. lunárních a solárních) vlivech, které načasování a intenzitu ptačí migrace ovlivňují.

Klíčová slova: migrační ekologie, Aves, klima

Abstract

Avian migration is one of the most striking manifestations of environmental seasonality in areas with higher latitude and is therefore not surprising that the study of this phenomenon has attracted biologists since immemorial times. One of the interesting findings is the fact that the spring and autumn migration does not take place at all times with the same intensity, but in most species noticeable migration maxima (waves) can be observed, often present over large geographical areas. Such synchronicity in migration behaviour implies the existence of specific triggers that affect migratory species populations. The presented thesis summarizes the current state of knowledge of factors (e.g. climatic, lunar, solar etc.) affecting the timing and intensity of bird migration.

Key words: migration ecology, Aves, climate

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Tahové strategie	2
3	Počasí	4
3.1	Vítr.....	4
3.2	Srážky	6
3.3	Oblačnost.....	7
3.4	Tlak vzduchu a frontální systém.....	7
3.5	Teplota	8
3.6	Odhad povětrnostních podmínek.....	8
4	Délka tahových zastávek a tukové zásoby.....	10
4.1	Tahový neklid	11
4.2	Teorie odletového okna (Departure window theory)	11
5	Lunární cyklus	13
6	Závěr	14
7	Literatura.....	15

1 Úvod

Migrace je bez pochyby jedním z nejvíce fascinujících fenoménů zvířecí říše. Můžeme ji pozorovat napříč mnohými živočišnými skupinami, například u hmyzu, ryb nebo nejruznějších savců. Nejmarkantnější a asi i nejznámější je tento úkaz právě u ptáků. Již ve starodávném Řecku se filosofové zabývali smyslem ptačího tahu a jeho zákonitostmi a tento jev se zdá být natolik komplexním, že je mu i v současnosti věnována nemalá pozornost ze strany výzkumníků i laické veřejnosti.

Největší rozmach zkoumání ptačího tahu nastal až v moderní době, zejména díky instrumentálním inovacím a využití moderních výzkumných metod. Ty se vyvíjely od systematického terénního pozorování, přes odchyty a kroužkování ptáků, až po sledování táhnoucích ptačích hejn pomocí radarů či pohybu konkrétních jedinců s využitím satelitní a GPS telemetrie (Alerstam 1972, Dokter et al. 2011, Shamoun-Baranes et al. 2014). Zejména díky použití radarů se o ptačí migraci a její intenzitě v poslední době dozvídáme obrovské množství nových informací, především díky možnosti sledovat ptáky letící ve větších výškách.

Migrace je prvotně způsobena sezonalitou prostředí a snahou zvířat vyhnout se obdobím s nevýhodnými trofickými podmínkami (Alerstam et al. 2003). V době reprodukce nebo pelichání potřebují ptáci značně vyšší příjem energie a je pro ně tedy logicky výhodné mít co nejširší potravní nabídku. Ta je ve vyšších zeměpisných šířkách v letním období velmi bohatá, navíc mohou ptáci využívat k jejímu získávání delšího časového okna v průběhu dlouhých letních dnů, jež jsou výrazně delší, než v oblastech blíže rovníku. Velkou roli hraje i kompetice o potravu a o vhodné hnízdní prostředí (Lack 1968).

Je obecně známo, že migrace u ptáků neprobíhá v konstantní intenzitě. Vždy se během tahové sezóny střídají dny, kdy množství táhnoucích ptáků je markantně větší a kdy naopak tah téměř nepozorujeme (Dolnik and Blyumental 1967). Mým hlavním úkolem je v této práci shrnout, čím jsou tyto tahové vlny způsobeny a které faktory je nejvíce ovlivňují.

2 Tahové strategie

Abychom mohli zkoumat intenzitu tahu, musíme si uvědomit, že jednotlivé skupiny ptáků mají různé tahové strategie. Ty vycházejí z jejich tělesné stavby, nároků na potravu a prostředí a mnoha dalších faktorů.

Prvotně můžeme ptáky posuzovat podle toho, zda táhnou ve dne nebo v noci. Mezi striktně denní migranty můžeme zařadit ptáky využívající termické konvekce, jako jsou čápi (*Ciconia spp.*), jeřábi (*Grus spp.*), pelikáni (*Pelecanus spp.*) nebo dravci (Alerstam 2009, van Loon et al. 2011). Tato strategie je výhodná zejména pro větší druhy ptáků, což ve své práci rozebírá například Hedenström 1993. K denním migrantům můžeme zařadit i vodní ptáky, jako jsou husy, kachny a labutě (*Anseriformes*) (Alerstam and Ulfstrand 1972, Bergman 1978). Naopak striktně noční migranty reprezentují logicky sovy (*Strigiformes*) a lelci (*Caprimulgiformes*) (Holyoak 2001). Tito ptáci s vyhraněnou denní nebo noční aktivitou musí věnovat část dne nebo naopak noci shánění potravy a hledání vhodného místa k odpočinku. Toto potvrzují například odchyty sov. Nesrovnatelně více ptáků se chytá za soumraku nebo až nad ránem. Odchyceni jsou tedy pravděpodobně ptáci lovící nebo hledající místo k dennímu odpočinku. Táhnoucí ptáci letí v mnohem větších výškách a sítě míjejí (Duffy et al. 1992).

Mezi méně vyhraněné skupiny, táhnoucí ve dne i v noci patří pěvci (*Passeriformes*) a bahňáci (*Charadrii*). Bahňáci přizpůsobují dobu přesunů potravní nabídky. V přímořských oblastech mají přílety na své tahové zastávky načasovány na dobu odlivu, kdy je dostupnost jejich potravy největší, a odlétají z nich zase s příchodem přílivu, kdy je naopak potravy k dispozici méně. Ve vnitrozemských oblastech však obvykle preferují noční tah, (Lank 1989). U pěvců můžeme nalézt jak noční, tak i denní migranty. Noční tah je výhodný, protože doba letu nekoliduje s dobou shánění potravy a dobou rekonvalescence na tahových zastávkách (Brewster 1886 in Alerstam 2009), dále se ptáci vyhnou potenciálním predátorům nebo mohou využívat jiné orientační body než ve dne. V noci bývají také lepší povětrnostní podmínky pro let, ptáci nemusejí odolávat silným větrům a turbulencím. Noční nižší teploty a vyšší vzdušná vlhkost napomáhají k menším ztrátám vody při letu (Kerlinger and Moore 1989 in Alerstam 2009). Výhody denního tahu pro menší ptáky nejsou tak očividné. Dřívější předpoklady byly takové, že denní migranti mohou táhnout jen určitou část dne, protože zbývající čas za denního světla musí věnovat hledání potravy a vhodného místa k odpočinku (Alerstam 1979). Vyskytla se ovšem zajímavá úvaha, že ptáci jsou schopni skloubit let se sháněním potravy a uplatňují takzvanou fly-and- forage strategii (Strandberg and Alerstam 2007). Je možné, že jsou během denního tahu schopni si vytipovat vhodná stanoviště

k odpočinku a doplnění energie, tudíž odpadá čas a spotřeba energie, které do této činnosti musí zvláště investovat noční migranti (Alerstam 2009).

Někteří ptáci jsou schopni svou tahovou strategii měnit z denní na noční a obráceně či je kombinovat. Pro denní migranty se při překračování oblastí, kde nemohou uplatňovat fly-and-forage strategii nebo využívat stoupavé proudy termické konvekce, stává výhodnějším noční tah. Tak tomu je například u migrantů letících přes Saharu. Většina táhnoucích pěvců cestuje přes poušť v noci a ve dne odpočívá ve stínu. Činí tak kvůli riziku přílišné ztráty vody při letu ve dne. Například konipas luční (*Motacilla flava*), který je běžně denním migrantem, při letu přes poušť mění strategii a stává se nočním migrantem (Biebach et al. 2000). Toto pravidlo však nemůžeme uplatnit na všechny ptáky z Palearktu mířící do subsaharské Afriky. Pozorování ho u některých druhů vyvracejí a mnozí ptáci si zachovávají svou původní strategii výhradně nočního nebo denního tahu. Jako příklad můžeme uvést orlovce říčního (*Pandion haliaetus*), kterému se nepřetržité cestování v termice přes Saharu vyplatí více než běžná strategie fly-and-forage. Poušť tím pádem překročí rychleji a energii doplní až posléze (Alerstam 2009). Mnozí ptáci, zejména pěvci, jsou při překračování Sahary schopni kombinovat denní i noční tahovou strategii. Protahují noční let až do ranních nebo pozdně dopoledních hodin a oportunisticky tak využívají příhodných povětrnostních podmínek nebo své momentální dobré tělesné kondice. Toto chování převažuje zejména při jarní migraci (Schmaljohann 2007a, b).

Dále lze rozlišovat migranty na dlouhou a krátkou vzdálenost. V krajním případě mohou být někteří ptáci táhnoucí na kratší vzdálenost vnímáni dokonce jako fakultativní migranti. Ptáci, kteří před sebou nemají dlouhou cestu a prostředí je nijak výrazně neomezuje, nikam nespěchají. Jsou pak mnohem selektivnější k vnějším faktorům jako je počasí. Vybírají si k tahu dny, kdy jsou pro ně nejbezpečnější podmínky. Ty představuje dobrá viditelnost, příznivý vítr a všechny dostupné orientační body a pomůcky. Příkladem takového fakultativního migranta může být sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*) (Nilsson et al. 2006).

Oproti tomu migranti na dlouhé vzdálenosti musí zvládnout urazit delší cestu za zhruba stejné časové období. Snaží se tedy cestu maximálně urychlit a cestují v delších úsecích. Jsou výrazně méně citliví na povětrnostní podmínky a vytvářejí si větší tukové zásoby (Alerstam 1979, Saino et al. 2010). Pro porovnání obou strategií můžeme uvést včelojeda lesního (*Pernis apivorus*) a káni lesní (*Buteo buteo*). Včelojed, táhnoucí na zimoviště do subsaharské Afriky vykazuje mnohem výraznější selektivitu k příznivým větrům a termice než káně táhnoucí pouze v rámci Evropy (Rudebeck 1950).

3 Počasí

Migrační chování ptáků je ovlivňováno atmosférickými podmínkami dlouhodobého i krátkodobého charakteru. Dlouhodobé podmínky – neboli klima, už samy o sobě ve vyšších zeměpisných šířkách podmiňují sezonalitu prostředí a tedy ptáky k migraci nutí. Počasí - atmosférické podmínky krátkodobého charakteru, je jedním z faktorů, který významně ovlivňuje množství migrujících ptáků ze dne na den respektive z noci na noc. Alerstam (1978) uvádí, že až 39% změn v počtu táhnoucích ptáků mezi jednotlivými dny je způsobeno právě počasím a ve studii Zehndera et al. (2001) se tato hodnota vyšplhala dokonce až na dvě třetiny. Můžeme tedy říci, že počasí je nejvýznamnějším vysvětlujícím faktorem v otázce intenzity ptačího tahu a synchronizuje let velké části migrantů. Na příznivé povětrnostní podmínky reagují ptáci viditelně silnější tahovou aktivitou. Toto chování je primárně způsobeno snahou o využití co nejlepších podmínek k letu (Alerstam 1976). Jako extrémní případ reakce na počasí můžeme uvést takzvanou prudkou nebo invazní migraci, při níž celé populace táhnou na základě neobvykle nepříznivého počasí na konkrétních stanovištích (Svårdson 1957, Ulfstrand 1963).

Obecně ovlivňuje počasí intenzitu ptačího tahu významněji na podzim než na jaře (Able 1973, Alerstam 1976). Nabízí se otázka, zdali je na jaře celkově příznivější počasí pro tah a ptáci tedy nemusejí být k letovým podmínkám tak přísně selektivní. Na druhou stranu ptáci na jaře obecně více spěchají ve snaze získat na hnízdišti lepší stanoviště s co nejvýhodnějšími podmínkami a nejširší potravní nabídkou. Zkracují tahové zastávky na minimum, čímž se celá cesta stává náročnější na energetické zásoby, ale zároveň je i o něco rychlejší (Alerstam et al. 2006, Nilsson et al. 2013, 2014).

3.1 Vítr

Vítr je složkou počasí, která spolu se srážkami nejvýznamněji ovlivňuje intenzitu ptačí migrace. Na tomto tvrzení se shoduje drtivá většina studií od šedesátých let minulého století až do současnosti (Lack 1962, 1963, Able 1973, Alerstam 1976, Erni et al. 2002, van Belle et al. 2007). I přesto nejsou dřívější studie prováděné pouze terénním pozorováním příliš relevantní, protože pozorovatelé nemohli pouhým okem sledovat tah i ve větších výškách (Ulfstrand 1960).

Rychlost a směr větru jsou kritickými proměnnými při rozhodování, zda ptáci budou táhnout. Ostatní složky počasí, jako jsou oblačnost, srážky, teplota nebo tlak vzduchu, jsou

považovány spíše za doplňující a zdá se, že pro rozhodování nemají takovou váhu. Navíc tyto jednotlivé faktory spolu navzájem nebo přímo s větrem často souvisejí (Richardson 1978).

Liechti (1995) shrnuje čtyři možné reakce zvířete na vzdušné proudění: (1) při započetí letu může pták zhodnotit směr a sílu větru a podle toho nastavit svůj let po celý zbytek úseku cesty, (2) během samotného letu může průběžně kontrolovat situaci a přizpůsobovat směr a výšku letu aktuálním podmínkám, (3) ze zkušenosti může pták předpokládat, jak se bude vítr během letu měnit a na základě toho optimalizovat způsob letu nebo (4) může vítr zcela ignorovat.

Kromě okamžité rychlosti a směru větru je zajímavá i jeho stálost. Pokud se vítr často otáčí nebo mění rychlost, může významně ovlivnit směr tahu nebo jej dokonce úplně znemožnit. Stálost větrných podmínek se liší podle ročního období a i podle zeměpisné oblasti. Například Alerstam (1976), který má své hlavní působiště ve Švédsku na poloostrově Falsterbo, uvádí, že v severozápadní Evropě jsou větry nejstabilnější v květnu a situace zůstává neměnná i několik dní za sebou. Oproti tomu později na podzim může docházet k poměrně dramatickým změnám i v řádech hodin.

Příznivý vítr je pro ptáky vždy výhodný. Severní vítr při podzimní a jižní vítr při jarní migraci ptákům napomáhá k rychlejšímu letu za mnohem menších energetických výdajů (Weber et al. 1998). Málokdy vane vítr přesně tím směrem, který odpovídá směru tahu. Ptáci tedy musí zhodnotit, zdali je pro ně úhel svírající tyto dva směry v kombinaci s rychlostí větru stále ještě výhodný a jestli energetické výdaje na kompenzaci vybočení z původní dráhy nejsou příliš velké. Někteří ptáci si raději vyberou tahovou cestu se zastávkami s větší potravní nabídkou a příznivějšími větry při tahu za cenu delší absolvované dráhy (Erni et al. 2005). Směr větru se také mění s geografickou polohou. V různých částech světa převládají různé větry, například ve střední Evropě vanou nejčastěji západní větry. Ptáci jsou tedy nuceni táhnout za bočních větrů a zadní vítr jim napomáhá jen málokdy. Tuto skutečnost většinou kompenzují tím, že si vybírají časy, kdy vane vítr co nejslabší (Erni et al. 2002). Velký vliv příznivých větrů si můžeme ukázat na příkladu sledování migrace čápů bílých (*Ciconia ciconia*). Pomocí satelitní telemetrie byl sledován jarní i podzimní tah několika jedinců africké a evropské populace čápů. U evropských zvířat byla překvapivě zjištěna podzimní migrace jako rychlejší, zatímco u afrických byla rychlost u obou tahů stejně dlouhá. To vysvětlují nepříznivé větry doprovázející jarní migraci evropských zvířat (Shamoun-Baranes 2003).

Intenzivnější migraci tedy můžeme čekat při větrech vanoucích ve směru tahu a naopak nižší migrační aktivitu při větrech vanoucích proti směru tahu. Ptáci, i když v menších

počtech, však táhnou i za méně vhodných větrných podmínek. Tah v tomto případě má svá specifika. Alerstam a Ulfstrand (1975) sledovali intenzitu podzimní migrace pěvců klasickým terénním pozorováním i pomocí radaru. Radar zaznamenával ptáky letící ve větších výškách, zatímco pozorováním byli zjišťováni jen ptáci letící níže. Výsledky ukázaly, že při výhodných severních a severovýchodních větrech táhly masy ptáků ve výšce, byly tedy zaznamenávány především radarem. Při méně výhodných jihovýchodních a západních větrech se ptáci naopak drželi nízko nad zemí a byli viditelní pouhým okem. Mezi ptáky táhnoucími za méně příznivých větrů také často nacházíme denní migranty, kteří potřebují ušetřit čas, protože část dne stráví hledáním potravy a příhodného místa k odpočinku, tudíž jsou k větru méně selektivní (Alerstam 1978, 1979). V mnoha případech bylo prokázáno, že ptáci čekají na vítr vhodného směru a rychlosti (*Columba palumbus* - Alerstam and Ulfstrand 1973, *Turdus spp.* - Alerstam 1976, *Branta bernicla* - Dau 1992, *Erithacus rubecula* - Dänhardt and Lindström 2001).

Rychlost větru je pro intenzitu tahu také rozhodující a obecně můžeme říci, že ptáci preferují mírnější větry (Lack 1960, 1963). Větší váhu má dle analýz ale stále směr větru, a pokud budeme hodnotit tyto dvě proměnné zároveň, zjistíme, že vyšší intenzity migrace můžeme sledovat při silnějších i slabších zadních větrech nebo případně při slabém protivětru. Při silném protivětru je intenzita obecně nejnižší (Able 1973, Alerstam 1976, Richardson 1978).

3.2 Srážky

Studii závislosti tahové intenzity na dešti je poměrně málo. Je tomu tak kvůli tomu, že valná většina novodobého výzkumu je prováděna za pomoci radaru. Ozvěny způsobené deštěm se nedají oddělit od ozvěn způsobených ptáky, za deště tedy nelze odhadnout počty prolétajících ptáků (Erni et al. 2002, van Belle et al. 2007). Novější typy radarů jsou již schopny rozlišit detailně velikost jednotlivých objektů a díky tomu bude možné ptáky pomocí těchto přístrojů zaznamenávat i za deště (Gauthreaux et al. 2008).

Intenzivnější srážky nebo déšť jsou pro ptáky určitě negativním faktorem. Energetické výdaje na let v dešti jsou mnohem vyšší kvůli vlhkému peří a častým turbulencím. Ztěžuje se orientace a následně i zvyšuje mortalita (Alerstam 1978, Schaub et al. 2004). V některých pracích byl popsán opožděný odlet ptáků ze stanoviště právě kvůli dešti (Gauthreaux 1971), jiní zaznamenali změny směru letu ptáků, kteří se snažili dešti vyhnout (Lack 1959 in Richardson 1978). Letová aktivita ptáků se tedy za deště logicky snižuje a čím je déšť silnější,

tím méně ptáků migruje. Kromě intenzity deště je důležitá délka jeho trvání. Během nocí s nepřetržitým mrholením nebo slabým deštěm bude celkový počet migrujících ptáků nižší než za nocí s krátkými prudkými přeháňkami, během jejichž trvání mohou ptáci tah přerušit a poté v něm zase pokračovat (Erni et al. 2002).

Děšť může migrujícím ptákům přinést pozitiva alespoň na tahových zastávkách. Například po dešti zůstává vlhká půda, ve které jsou dostupnější různí bezobratlí. Některým druhům ptáků, jako jsou třeba drozdi (*Turdus spp.*) se tak rázem výrazně zvýší potravní nabídka (Alerstam 1976).

3.3 Oblačnost

Určit pozitivní nebo negativní závislost intenzity migrace na oblačnosti není vůbec jednoduché. Autoři studií se svými výsledky poměrně dost rozcházejí. To je způsobeno nejspíše tím, že se reakcí na tento faktor od sebe liší nejen noční a denní migranti, ale i jednotlivé druhy mezi sebou.

Jasnou oblohu pro svůj tah potřebují primárně v noci táhnoucí ptáci, řídící směr svého letu podle nebeských těles, jako jsou například rákosníci obecní (*Acrocephalus scirpaceus*) a zpěvní (*Acrocephalus palustris*) (Åkesson et al. 1996, 2001). Oproti tomu striktně denní migrant holub hřivnáč (*Columba palumbus*) používá při letu nejspíše zcela jinou orientační strategii než dle viditelných bodů. Táhne totiž i za velmi husté oblačnosti, dokonce i v mlze (Alerstam and Ulfstrand 1973). Mlha a nízká oblačnost ale přitom intenzitu migrace u ostatních ptáků snižuje (Koistinen 2000). Richardson (1978) ve své práci tvrdí, že většina ptáků táhne za jasné nebo polojasné oblohy. V novějších studiích se ovšem výsledky opět liší. Výzkum prováděný na různých druzích v noci táhnoucích ptáků nepotvrdil jakoukoliv závislost intenzity migrace na oblačnosti. Zkoumanými druhy byli červenka obecná (*Erithacus rubecula*), slavík tmavý (*Luscinia luscinia*) a několik druhů drozdů (*Turdus spp.*) (Cochran and Kjos 1985, Åkesson and Hedenström, 2000). Při sledování ptáků táhnoucích přes Středozemní moře byla dokonce zjištěna intenzivnější migrace při přibývajícím oblačnosti (Saino et al. 2010).

3.4 Tlak vzduchu a frontální systém

Atmosférický tlak je téměř ve všech studiích označován za přídatný nebo méně významný faktor ovlivňující ptačí migraci (e.g. Bruderer 1997, Erni et al. 2002). Výjimkou je studie Nisbet and Drury (1968), kde autoři přisuzují tlaku stejnou váhu jako ostatním složkám

počasí. Vysoký atmosférický tlak obecně přináší jasnější a příznivější počasí, zatímco nízký tlak spíše počasí nevlídné (Richardson 1978). Z toho můžeme usoudit, že větší tahová intenzita by měla probíhat za vyšších tlaků. To potvrzují například husy sněžní (*Anser caerulescens*), které své migrační přesuny výrazně omezují, pokud je v blízkosti tlaková níže (Blokpoel and Richardson 1978). Nejvýznamněji ovlivňuje atmosférický tlak dravce a jiné ptáky využívající termiku. U těch byl zjištěn obecně silnější tah během vyššího tlaku vzduchu (Panuccio et al. 2010).

V temperátní oblasti jsou přechody front mnohem častější než v jižnějších zeměpisných šířkách. S tím souvisí i větší proměnlivost větrů, která může migraci významně ovlivňovat (Liechti and Bruderer 1998, Erni et al. 2002). Obecně se autoři shodují na tom, že nejvíce ptáků táhne na jaře po přechodu teplé fronty a na podzim po přechodu studené, případně když se v okolí žádná fronta nenachází (Bagg et al. 1950, Alerstam et al. 1973, Able 1973, Richardson 1978). Frontální systém nejspíše není primárním faktorem rozhodujícím o množství táhnoucích ptáků, ale pouze ovlivňuje ostatní složky počasí, jako jsou vítr a srážky. Dle těchto významných faktorů se pak ptáci řídí.

3.5 Teplota

Obecně platí, že silnější jarní migrace probíhá spíše za vyšších teplot a naopak podzimní za nižších (Richardson 1978). To potvrzuje i novější studie jarní migrace evropských dálkových migrantů (Saino et al. 2010). Zajímavé je, že ani vysoké noční teploty nijak výrazně neovlivňují tah subsaharských migrantů a ti při letu přes poušť nezkracují délku trvání jednotlivých nočních přeletů (Bruderer and Liechti 1995). Vyskytly se i teorie, že teplota ovzduší by mohla být pro intenzitu tahu rozhodující (Lack 1960, Svärdson 1953 in Alerstam et al. 1973). Později byly tyto teorie vyvráceny a zdá se, že teplota je pouze jakýmsi přídatným faktorem ovlivňujícím tah (Richardson 1978).

3.6 Odhad povětrnostních podmínek

Migrující ptáci často netáhnou nízko nad zemí, ale ve větších výškách. V těchto výškách zpravidla vane trochu jiný vítr než při zemi. Větry v nižších a vyšších vrstvách atmosféry spolu někdy korelují, ale není to pravidlem. Ve větších výškách mají často vyšší rychlost, přičemž směr se oproti přízemním větrům stačí lehce doprava (Richardson 1978). Ptáci ke svému rozhodnutí, zdali v danou chvíli zahájí tah nebo ne, potřebují vědět, jaký vítr vane v té výšce, v které budou absolvovat svoji cestu. Většina pěvců táhne ve výškách do

jednoho kilometru. V této hladině ještě síla a směr větru poměrně dobře koreluje s hodnotami při zemi. Ptáci tedy mohou své rozhodnutí provést již na zemi před odletem a ne až na cestě (Nisbet and Drury 1968, Able 1970). To potvrzují i výsledky terénního výzkumu (Åkesson and Hedenström 2000, Dänhardt and Lindström 2001). Na to, jak ptáci směr a sílu větru odhadují, existuje řada názorů. Je možné, že pozorují pohyb mraků nebo že vítr dokážou zhodnotit bez vizuálních vjemů (Demong and Emlen 1978). Bylo zjištěno, že holubi skalní (*Columba livia*) dokážou vnímat tlak vzduchu (Kreithen and Keeton 1974 in Åkesson and Hedenström 2000). Je tedy možné, že pomocí odhadu tlaku, který s jednotlivými složkami počasí úzce souvisí, dokážou zhodnotit i právě vanoucí vítr. Existuje i pár případů, kdy bylo zjištěno, že ptáci nejprve vylétli do výšky a zhodnotili situaci. Když vanul pro ně nepříznivý vítr, vrátili se zase zpět na zem - například husa krátkozobá (*Anser brachyrhynchus*) - Williamson (1968) a berneška tmavá (*Branta bernicla*) - Palmer (1976) in Richardson (1978).

4 Délka tahových zastávek a tukové zásoby

Významným faktorem ovlivňujícím ptačí migraci je rozhodně také délka tahových zastávek a energetické zásoby ptáků. Tah tvoří významnou část ročního cyklu mnoha ptáků a většinu doby tahu zabírají právě tahové zastávky, na kterých ptáci odpočívají a doplňují energetické zásoby. Délka tahových zastávek se může velmi různit a závisí na více faktorech. Ovlivňuje ji samotná kondice ptáků, ekologické bariéry na cestě, počasí nebo nebezpečí predace (Weber and Hedenström 2000, Schaub et al. 2004). Například čápi bílí (*Ciconia ciconia*) se na tahu zastavují minimálně na deset dní (Berthold et al. 2004). Je to nejspíše doba potřebná k tomu, aby obnovili své energetické zásoby a byli připraveni na další let. Oproti tomu zástupce malých nočních migrantů červenka obecná (*Erithacus rubecula*) se zastavuje na velmi různě dlouhou dobu. Pokud se zastaví jen na jeden den, je téměř pravidlem, že bude na zastávku přilétat i z ní odlétat v lepších povětrnostních podmínkách, než ti jedinci, kteří se zastavili na delší dobu. Upřednostňuje tak cestování za lepšího počasí za cenu vytvoření menších energetických zásob. Menší tukové zásoby si ptáci mohou kompenzovat pozdějším odletem během noci a zkrácením délky jednotlivých přesunů. Odlet je pak většinou načasován tak, aby ptáci doletěli na další místo odpočinku za úsvitu (Bulyuk and Tsvey 2006). Dalším příkladem může být jespák aljašský (*Calidris mauri*). U tohoto druhu byla zjištěna vysoká selektivita k příznivým větrům a ptáci upřednostňovali dobré počasí před doplňováním energetických zásob (Butler et al. 1997, Clark and Butler 1999). Následně byly ale tyto práce zpochybněny a Hedenström a Weber (1999) poukázali na to, že je potřeba rozlišovat, zdali ptáci pouze upřednostňují dobré počasí pro tah nebo odlétají ze zastávek s prvním větrem v zádech.

Je obecně známo, že ptáci si před tahem a během tahu vytvářejí tukové zásoby (Nisbet et al. 1963). Velikost těchto zásob se během trasy letu mění. Velké množství tuku mají ptáci, kteří mají před sebou přelet na dlouhou vzdálenost, většinou před překonáváním nějaké ekologické bariéry jako jsou hory, moře, aridní oblasti nebo delší úseky se špatnou potravní nabídkou (Caldwell et al. 1963, Alerstam 1976). Naopak menší tukové zásoby mají migranti na kratší vzdálenosti nebo ptáci táhnoucí přes relativně pohostinná území. To také nasvědčuje tomu, že tito ptáci svou tahovou cestu absolvují v kratších úsecích (Odum et al. 1961, Helms and Smythe 1969). Wolfson (1945) prováděl pokusy, při kterých vypouštěl v době tahu ptáky s různě velkými tukovými zásobami a pozoroval, zdali ihned započnou migraci. Jedinci s příliš nízkými zásobami tak neučinili. Na základě toho Wolfson označil množství energetických zásob za primární vnitřní podnět pro započetí tahu.

4.1 Tahový neklid

Souvislost tukových zásob s intenzitou tahu byla často zkoumána pomocí sledování takzvaného tahového neklidu (Zugunruhe) u ptáků v zajetí. Tato metoda byla ještě donedávna lehce sporná, protože nebylo jasné, zdali ptáci v klecích reagují stejně jako ti ve volné přírodě. Nejčastějším závěrem z výzkumu byl zvýšený tahový neklid na začátku tahu v souvislosti se zvětšujícími se tukovými zásobami - například strnavec bělokorunkatý (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) - King and Farner (1963) a pěnice slavíková (*Sylvia borin*) - Gwinner et al. (1985). Eikenaar and Bairlein (2013) došli pomocí této metody k výsledkům, které potvrzovaly i některé terénní studie. Ptáci vykazovali tahový neklid při hladovění, což potvrzuje to, že své tahové zastávky opouštějí spíše, když je zde potravy málo, než když je jí dostatek (Ottich and Dierschke 2013). Jejich výsledky se také shodovaly se zjištěním, že zastávky bělořitů šedých (*Oenanthe oenanthe*) se dají prodloužit doplňkovým příkrmováním ptáků (Dierschke et al. 2005). Až v loňském roce se podařilo potvrdit, že tahový neklid přímo souvisí s motivací k tahu na úrovni jedince a je tedy plnohodnotnou metodou použitelnou ke zkoumání tahové intenzity (Eikenaar et al. 2014). Na toto zjištění navazují další aktuální studie a autoři potvrzují pomocí odchytu táhnoucích ptáků a zaznamenávání jejich tahového neklidu například negativní závislost délky tahových zastávek na příznivých větrech (Eikenaar and Schmaljohann 2015).

4.2 Teorie odletového okna (Departure window theory)

V roce 1998 vytvořili Weber et al. zajímavou teorii ve které dávají do souvislosti objem tukových zásob, délku tahových zastávek, počasí a intenzitu ptačí migrace. Předpokládají, že ptáci po příletu na tahovou zastávku nějakou dobu doplňují energetické zásoby a zcela ignorují povětrnostní podmínky. Tuto dobu stanovili zhruba na čtyři dny. Mezi čtvrtým a desátým dnem začínají být ptáci selektivní vůči počasí a s prvním zadním větrem opět započínají tah. Pokud je během těchto dnů počasí nepříznivé, ptáci odlétají jedenáctý den i přes špatné letové podmínky a protivítr. Toto rozmezí, kdy se ptáci rozhodují, zda odletí nebo ne, nazývají odletovým oknem (departure window). Z této úvahy vyplývá, že ptáci, kteří táhnou v protivětru, by měli mít větší tukové zásoby, než ti co táhnou při zadních větrech. Strávili totiž na zastávce více času a déle se krmili. Délka odletového okna by se měla u různých druhů lišit, protože u každého druhu trvá obnova energetických zásob rozdílnou dobu (Moore and Kerlinger 1987).

Tato teorie byla částečně potvrzena i terénním výzkumem. Åkesson a Hedenström (2000) vypořizovali na v noci táhnoucích pěvcích, že ptáci opravdu několik nocí čekají na příznivý vítr a pokud delší dobu nepřichází, odlétají i za nepříznivého větru. Největší migrační intenzita tedy stále logicky vychází na dny respektive noci, kdy vane zadní vítr. Dänhardt a Lindström (2001) zase potvrzují ze svého výzkumu na červenkách (*Erithacus rubecula*), že ptáci táhnoucí za horších povětrnostních podmínek mají větší tukové zásoby, než ti co táhnou při zadních větrech.

5 Lunární cyklus

Měsíc může být pro noční migranty významným pomocníkem, ale také jim může cestu zkomplikovat. Při určování směru letu jim může pomoci osvětlením orientačních bodů na zemi nebo podle něj mohou snadněji určit světové strany. Zároveň ale může ptáky svým světlem oslnit a zcela je dezorientovat (Moore 1987). Efekt měsíční fáze na intenzitu migrace byl zatím jen velmi málo prozkoumán a výsledky studií se často rozcházejí, hlavně kvůli těmto komplexním účinkům měsíčního svitu. Dosavadní studie většinou nenacházejí žádnou výraznější souvztažnost mezi fází měsíce a počtem táhnoucích ptáků (Able 1973).

Někteří autoři se ale této problematice věnovali detailněji a určité trendy odhalili. Pyle et al. (1993) zaznamenali rozdílný účinek měsíce při jarní a při podzimní migraci. Množství táhnoucích ptáků se na podzim zvyšovalo s ubývajícím měsíčním světlem, zatímco na jaře tomu bylo právě naopak. Nabízí se vysvětlení, že na podzim táhnou i mladí a nezkušení ptáci, kteří mají problém se v ostrém měsíčním světle orientovat podle hvězd. Oproti tomu na jaře táhnou ptáci, kteří cestu již alespoň jednou absolvovali a nespolehnají se tolik na hvězdy, ale možná dokonce využívají jasnějších nocí a směřují svůj let podle lépe osvětlených orientačních bodů na zemi.

Detailnější studii zaměřenou pouze na jeden druh představili James et al. (2000). Ve své práci se zaměřili na intenzitu podzimního tahu skřivanů polních (*Alauda arvensis*) ve Francii. Tah zde byl posuzován ve čtyřech hlavních fázích měsíce: dorůstající srpek, dorůstající měsíc, ubývající měsíc a ubývající srpek. Nejvyšší tahové intenzity skřivanů byly zjištěny během fáze dorůstajícího měsíce a trvaly až do úplňku. Dorůstající i ubývající měsíc sice poskytují stejné množství světla, liší se ale v tom, že dorůstající měsíc vychází dříve. Díky tomu svítí intenzivně hned od začátku noci a jeho světlo tvoří ostrý kontrast mezi zemí a oblohou. Tím vytváří horizont, podle kterého se mohou ptáci dobře orientovat.

6 Závěr

Migrující ptáci se při své cestě řídí mnoha proměnlivými faktory. Rozhodně nelze říci, že by tahové vlny byly způsobeny vždy pouze jednou skutečností. Jedná se o velmi komplexní jev utvářený jak externími vlivy, tak i vnitřní motivací jednotlivých zvířat. Tahové vlny jsou nejčastěji utvářeny kombinací těchto tří okolností: počasí, tukové zásoby a délka tahových zastávek. Vztahy mezi těmito proměnnými jsou ale poměrně složité a liší se u jednotlivých druhů ptáků. Složkami počasí, které nejvíce ovlivňují tah, jsou srážky a vítr. Roli v intenzitě tahu může hrát i lunární cyklus. Tato možnost je zatím jen velmi málo prozkoumaná a výsledky studií se často rozcházejí.

Intenzita ptačí migrace se může zdát jako velmi široké a obsáhlé téma. Proto jsem se ve své práci snažila zaměřit pouze na nejvýraznější činitele řídící tahové vlny a shrnout nejvýznamnější dosavadní poznatky. Zahrnula jsem také faktory a teorie, které sice nejsou ještě příliš probádané, ale jeví se jako zajímavé a relevantní pro případné další směřování výzkumu. Ve své diplomové práci bych se této problematice chtěla nadále věnovat a pokusím se zhodnotit proměnlivost síly tahu ptáků při přeletu přes bariéru tvořenou horským sedlem a následně ji porovnat s tahovou aktivitou netopýrů.

7 Literatura

- Able, K. P. (1970). A radar study of the altitude of nocturnal passerine migration. *Bird-Banding*, **41**, 282–290.
- Able, K. P. (1973). The role of weather variables and flight direction in determining the magnitude of nocturnal bird migration. *Ecology*, **54**, 1031–1041.
- Åkesson, S., Alerstam, T., & Hedenström, A. (1996). Flight initiation of nocturnal passerine migrants in relation to celestial orientation conditions at twilight. *Journal of Avian Biology*, **27**, 95–102.
- Åkesson, S., & Hedenström, A. (2000). Wind selectivity of migratory flight departures in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **47**, 140–144.
- Åkesson, S., Walinder, G., Karlsson, L., & Ehnborn, S. (2001). Reed warbler orientation: initiation of nocturnal migratory flights in relation to visibility of celestial cues at dusk. *Animal Behaviour*, **61**, 181–189.
- Alerstam, T. (1972). Nocturnal bird migration in Skåne, Sweden, as recorded by radar in autumn 1971. *Ornis Scandinavica*, **3**, 141–151.
- Alerstam, T. (1976). Nocturnal migration of thrushes (*Turdus spp.*) in southern Sweden. *Oikos*, **3**, 457–475.
- Alerstam, T. (1978). Analysis and a theory of visible bird migration. *Oikos*, **30**, 273–349.
- Alerstam, T. (1979). Wind as selective agent in bird migration. *Ornis Scandinavica*, **10**, 76–93.
- Alerstam, T. (2009). Flight by night or day? Optimal daily timing of bird migration. *Journal of Theoretical Biology*, **258**, 530–536.
- Alerstam, T., Hake, M., & Kjellén, N. (2006). Temporal and spatial patterns of repeated migratory journeys by ospreys. *Animal Behaviour*, **71**, 555–566.
- Alerstam, T., Hedenström, A., & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration : evolution and determinants. *Oikos*, **103**, 247–260.
- Alerstam, T., Lindgren, A., Nilsson, S. G., & Ulfstrand, S. (1973). Nocturnal passerine migration and cold front passages in autumn - a combined radar and field study. *Ornis Scandinavica*, **4**, 103–111.
- Alerstam, T., & Ulfstrand, S. (1972). Radar and field observations of diurnal bird migration in South Sweden, autumn 1971. *Ornis Scandinavica*, **3**, 99–139.
- Alerstam, T., & Ulfstrand, S. (1973). A radar study of the autumn migration of Wood Pigeons *Columba palumbus* in southern Scandinavia. *Ibis*, **116**, 522–542.
- Alerstam, T., & Ulfstrand, S. (1975). Diurnal migration of passerine birds over South Sweden in relation to wind direction and topography. *Ornis Scandinavica*, **6**, 135–149.

- Bagg, A. M., Gunn, W. W. H., Miller, D. S., Nichols, J. T., Smith, W., & Wolfarth, F. P. (1950). Barometric pressure-patterns and spring bird migration. *The Wilson Bulletin*, **62**, 5–19.
- Bergman, G. (1978). Effects of wind conditions on the autumn migration of waterfowl between the White Sea area and the Baltic region. *Oikos*, **30**, 393–397.
- Berthold, P., Kaatz, M., & Querner, U. (2004). Long-term satellite tracking of white stork (*Ciconia ciconia*) migration: constancy versus variability. *Journal of Ornithology*, **145**, 356–359.
- Biebach, H., Biebach, I., Friedrich, W., Heine, G., Partecke, J., & Schmidl, D. (2000). Strategies of passerine migration across the Mediterranean Sea and the Sahara Desert: a radar study. *Ibis*, **142**, 623–634.
- Blokpoel, H., & Richardson, W. J. (1978). Weather and spring migration of snow geese across southern Manitoba. *Oikos*, **30**, 350–363.
- Bruderer, B. (1997). The study of bird migration by radar. *Naturwissenschaften*, **84**, 45–54.
- Bruderer, B., & Liechti, F. (1995). Variation in density and height distribution of nocturnal migration in the south of Israel. *Israel Journal of Zoology*, **41**, 477–487.
- Bulyuk, V. N., & Tsvey, A. (2006). Timing of nocturnal autumn migratory departures in juvenile European robins (*Erithacus rubecula*) and endogenous and external factors. *Journal of Ornithology*, **147**, 298–309.
- Butler, R. W., Williams, T. D., Warnock, N., & Bishop, M. A. (1997). Wind assistance: a requirement for migration of shorebirds? *The Auk*, **114**, 456–466.
- Caldwell, L. D., Odum, E. P., & Marshall, S. G. (1963). Comparison of fat levels in migrating birds killed at a central Michigan and a Florida gulf coast television tower. *The Wilson Bulletin*, **75**, 428–434.
- Clark, C. W., & Butler, R. W. (1999). Fitness components of avian migration : A dynamic model of Western Sandpiper migration. *Evolutionary Ecology Research*, **1**, 443–457.
- Cochran, W. W., & Kjos, C. G. (1985). Wind drift and migration of thrushes: a telemetry study. *Illinois Natural History Survey Bulletin*, **33**, 297–330.
- Dänhardt, J., & Lindström, Å. (2001). Optimal departure decisions of songbirds from an experimental stopover site and the significance of weather. *Animal Behaviour*, **62**, 235–243.
- Dau, C. (1992). The fall migration of Pacific Flyway Brent *Branta bernicla* in relation to climatic conditions. *Wildfowl*, **43**, 80–95.
- Demong, N. J., & Emlen, S. T. (1978). Radar tracking of experimentally released migrant birds. *Bird-Banding*, **49**, 342–359.

- Dierschke, V., Mendel, B., & Schmaljohann, H. (2005). Differential timing of spring migration in northern wheatears *Oenanthe oenanthe*: hurried males or weak females? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 470–480.
- Dokter, A. M., Liechti, F., Stark, H., Delobbe, L., Tabary, P., & Holleman, I. (2011). Bird migration flight altitudes studied by a network of operational weather radars. *Journal of the Royal Society, Interface*, **8**, 30–43.
- Dolnik, V. R., & Blyumental, T. I. (1967). Autumnal premigratory and migratory periods in the Chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds. *The Condor*, **69**, 435–468.
- Duffy, K., & Kerlinger, P. (1992). Autumn owl migration at Cape May Point, New Jersey. *The Wilson Bulletin*, **104**, 312–320.
- Eikenaar, C., & Bairlein, F. (2013). Food availability and fuel loss predict Zugunruhe. *Journal of Ornithology*, **155**, 65–70.
- Eikenaar, C., Klinner, T., Szostek, K. L., & Bairlein, F. (2014). Migratory restlessness in captive individuals predicts actual departure in the wild. *Biology Letters*, **10**, 1–4.
- Eikenaar, C., & Schmaljohann, H. (2015). Wind conditions experienced during the day predict nocturnal restlessness in a migratory songbird. *Ibis*, **157**, 125–132.
- Erni, B., Liechti, F., & Bruderer, B. (2005). The role of wind in passerine autumn migration between Europe and Africa. *Behavioral Ecology*, **16**, 732–740.
- Erni, B., Liechti, F., Underhill, L. G., & Bruderer, B. (2002). Wind and rain govern the intensity of nocturnal bird migration in central Europe - a log-linear regression analysis. *Ardea*, **90**, 155–166.
- Gauthreaux Jr., S. A. (1971). A radar and direct visual study of passerine spring migration in southern Louisiana. *The Auk*, **88**, 343–365.
- Gauthreaux Jr., S. A., Livingston, J. W., & Belser, C. G. (2008). Detection and discrimination of fauna in the aerosphere using Doppler weather surveillance radar. *Integrative and Comparative Biology*, **48**, 12–23.
- Gwinner, E., Biebach, H., & von Kries, I. (1985). Food availability affects migratory restlessness in caged garden warblers (*Sylvia borin*). *Naturwissenschaften*, **72**, 51–52.
- Hedenström, A. (1993). Migration by soaring or flapping flight in birds: the relative importance of energy cost and speed. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **342**, 353–361.
- Hedenström, A., & Weber, T. P. (1999). Gone with the Wind? A Comment on Butler et al. (1997). *The Auk*, **116**, 560–562.

- Helms, C. W., & Smythe, R. B. (1969). Variation in major body components of the Tree Sparrow (*Spizella arborea*) sampled within the winter range. *The Wilson Bulletin*, **81**, 280–292.
- Holyoak, D. T. (2001). *Nightjars and their allies: the Caprimulgiformes* (Vol. 7). Oxford University Press. p. 48
- James, D., Jarry, G., & Énard, C. (2000). Effet de la lune sur la migration postnuptiale nocturne de l'alouette des champs *Alauda arvensis* L. en France. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences - Series III - Sciences de La Vie*, **323**, 215–224.
- King, J. R., & Farner, D. S. (1963). The relationship of fat deposition to zugunruhe and migration. *The Condor*, **65**, 200–223.
- Koistinen, J. (2000). Bird migration patterns on weather radars. *Physics and Chemistry of the Earth, Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere*, **25**, 1185–1193.
- Lack, D. (1960). The influence of weather on passerine migration. A review. *The Auk*, **77**, 171–209.
- Lack, D. (1962). Migration across the southern North sea studied by radar part 3. Movements in June and July. *Ibis*, **104**, 74–85.
- Lack, D. (1963). Migration across the southern North sea studied by radar part 5. Movements in August, winter and spring, and conclusion. *Ibis*, **105**, 461–493.
- Lack, D. (1968). Bird migration and natural selection. *Oikos*, **19**, 1–9.
- Lank, D. (1989). Why fly by night ? Inferences from tidally-induced migratory departures of sandpipers (¿ Por qué Volar de Noche? Inferencias sobre Salidas de Playeros Inducidas por Mareas). *Journal of Field Ornithology*, **60**, 154–161.
- Liechti, F. (1995). Modelling optimal heading and airspeed of migrating birds in relation to energy expenditure and wind influence. *Journal of Avian Biology*, **26**, 330–336.
- Liechti, F., & Bruderer, B. (1998). The relevance of wind for optimal migration theory. *Journal of Avian Biology*, **29**, 561–568.
- Moore, F., & Kerlinger, P. (1987). Stopover and fat deposition by north american Wood-Warblers (*Parulinae*) following spring migration over the Gulf of Mexico. *Oecologia*, **74**, 47–54.
- Moore, F. R. (1987). Moonlight and the migratory orientation of Savannah Sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Ethology*, **75**, 155–162.
- Nilsson, A. K., Alerstam, T., & Nilsson, J.-A. (2006). Do partial and regular migrants differ in their responses to weather? *The Auk*, **123**, 537–547.

- Nilsson, C., Bäckman, J., & Alerstam, T. (2014). Seasonal modulation of flight speed among nocturnal passerine migrants: differences between short- and long-distance migrants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **68**, 1799–1807.
- Nilsson, C., Klaassen, R. H. G., & Alerstam, T. (2013). Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn. *The American Naturalist*, **181**, 837–45.
- Nisbet, I. C. T., & Drury, W. H. (1968). A migration wave observed by moon-watching and at banding stations. *Bird-Banding*, **40**, 243–252.
- Nisbet, I. C. T., Drury, W. H., & Baird, J. (1963). Weight-loss during migration part I: Deposition and consumption of fat by the Blackpoll Warbler *Dendroica striata*. *Bird-Banding*, **34**, 107–138.
- Odum, E. P., Connell, C. E., & Stoddard, H. L. (1961). Flight energy and estimated flight ranges of some migratory birds. *The Auk*, **78**, 515–527.
- Ottich, I., & Dierschke, V. (2003). Exploitation of resources modulates stopover behaviour of passerine migrants. *Journal Für Ornithologie*, **144**, 307–316.
- Panuccio, M., Agostini, N., Lucia, G., Mellone, U., Wilson, S., Ashton-Booth, J., ... Todisco, S. (2010). Local weather conditions affect migration strategies of adult western Honey Buzzards. *Zoological Studies*, **49**, 651–656.
- Pyle, P., Nur, N., Henderson, R. P., & Desante, D. F. (1993). The effects of weather and lunar cycle on nocturnal migration of landbirds at Southeast Farallon Island, California. *The Condor*, **95**, 343–361.
- Richardson, W. J. (1978). Timing and amount of bird migration in relation to weather : a review. *Oikos*, **30**, 224–272.
- Rudebeck, G. (1950). The choice of prey and modes of hunting of predatory birds with special reference to their selective effect. *Oikos*, **2**, 65–88.
- Saino, N., Rubolini, D., von Hardenberg, J., Ambrosini, R., Provenzale, A., Romano, M., & Spina, F. (2010). Spring migration decisions in relation to weather are predicted by wing morphology among trans-Mediterranean migratory birds. *Functional Ecology*, **24**, 658–669.
- Shamoun-Baranes, J., Alves, J. a, Bauer, S., Dokter, A. M., Hüppop, O., Koistinen, J., ... Chapman, J. W. (2014). Continental-scale radar monitoring of the aerial movements of animals. *Movement Ecology*, **2**, 9.
- Shamoun-Baranes, J., Baharad, A., Alpert, P., Berthold, P., Yom-tov, Y., Dvir, Y., & Leshem, Y. (2003). The effect of wind , season and latitude on the migration speed of white storks *Ciconia ciconia*, along the eastern migration route. *Journal of Avian Biology*, **34**, 97–104.

- Schaub, M., Liechti, F., & Jenni, L. (2004). Departure of migrating European robins, *Erithacus rubecula*, from a stopover site in relation to wind and rain. *Animal Behaviour*, **67**, 229–237.
- Schmaljohann, H., Liechti, F., & Bruderer, B. (2007a). Daytime passerine migrants over the Sahara — are these diurnal migrants or prolonged flights of nocturnal migrants? *Ostrich*, **78**, 357–362.
- Schmaljohann, H., Liechti, F., & Bruderer, B. (2007b). Songbird migration across the Sahara: the non-stop hypothesis rejected! *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, **274**, 735–739.
- Strandberg, R., & Alerstam, T. (2007). The strategy of fly-and-forage migration, illustrated for the osprey (*Pandion haliaetus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1865–1875.
- Svårdson, G. (1957). The “invasion” type of bird migration. *British Birds*, **50**, 314–343.
- Ulfstrand, S. (1960). Studies in visible migration at Falsterbo Bird Station. *Bird Migration*, **1**, 183–187.
- Ulfstrand, S. (1963). Ecological aspects of irruptive migration in northwestern Europe. In *Proceedings of the International Ornithological Congress* (pp. 780–794).
- Van Belle, J., Shamoun-Baranes, J., van Loon, E., & Bouten, W. (2007). An operational model predicting autumn bird migration intensities for flight safety. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 864–874.
- Van Loon, E. E., Shamoun-Baranes, J., Bouten, W., & Davis, S. L. (2011). Understanding soaring bird migration through interactions and decisions at the individual level. *Journal of Theoretical Biology*, **270**, 112–26.
- Weber, T. P., Alerstam, T., & Hedenström, A. (1998). Stopover Decisions under Wind Influence Stopover decisions under wind influence. *Journal of Avian Biology*, **29**, 552–560.
- Weber, T. P., & Hedenström, a. (2000). Optimal stopover decisions under wind influence: the effects of correlated winds. *Journal of Theoretical Biology*, **205**, 95–104.
- Williamson, K. (1968). Goose emigration from western Scotland. *The Journal of the Scottish Ornithologists' Club*, **5**, 71–89.
- Wolfson, A. (1945). The role of the pituitary, fat deposition, and body weight in bird migration. *The Condor*, **47**, 95–127.
- Zehnder, S., Åkesson, S., Liechti, F., & Bruderer, B. (2001). Nocturnal autumn bird migration at Falsterbo, South Sweden. *Journal of Avian Biology*, **32**, 239–248.

Sekundární citace

- Brewster, W. (1886). *Bird migration* (No. 1-2). Memoirs Nuttall Ornithological Club 1. Citováno podle Alerstam (2009)
- Kerlinger, P., & Moore, F. R. (1989). Atmospheric structure and avian migration. *Current ornithology*, **6**, 109-142. Citováno podle Alerstam (2009)
- Kreithen, M. L., & Keeton, W. T. (1974). Detection of changes in atmospheric pressure by the homing pigeon, *Columba livia*. *Journal of comparative physiology*, **89**, 73-82. Citováno podle Åkesson and Hedenström (2000)
- Lack, D. (1959). Migration across the North Sea studied by radar part 1. Survey through the year. *Ibis*, **101**, 209-234. Citováno podle Richardson (1978)
- Palmer, R. S. (ed.) 1976. *Handbook of North American birds*. (Vol. 2.) - Yale Univ. Press, New Haven, Conn. Citováno podle Richardson (1978)
- Svårdson, G. (1953). Visible migration within Fenno-Scandia. *Ibis*, **95**, 181-211. Citováno podle Alerstam et al. (1973)